ПАРАЗИТОЛОГИЯ, IX, 3, 1975

УДК 576.858.89

ДИНАМИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ РАЗНЫХ ФОРМ ГОЛЬЦОВ SALVELINUS ALPINUS L. БАССЕЙНА ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕГО

Т. Е. Буторина

Институт биологии моря, Владивосток

Исследована паразитофауна различных внутривидовых форм гольцов оз. Азабачьего (Камчатка) в возрастном аспекте. Сеголетки и годовики длиной до 10 см имеют сходную паразитофауну у разных форм гольцов. На втором году жизни рыбы переходят на различное питание : гольцы-хищники питаются рыбой, бентофаги — бокоплавами и моллюсками, ручьевые и проходные гольцы — в основном личинками и взрослыми насекомыми. Эти изменения отражаются на паразитофауне рыб, которая у названных форм существенно различается. Выделено две группы паразитов, заражение которыми усиливается и снижается с возрастом гольцов-хозяев. Изучены особенности биологии некоторых паразитов гольцов. Отмечен сдвиг в развитии гельминтов на более поздние сроки по сравнению с северо-западом европейской части СССР.

Важным направлением экологической паразитологии является изучение динамики паразитофауны (Догель, 1958). Исследование динамики паразитофауны позволяет, с одной стороны, изучить биологию и жизненные циклы паразитов, с другой — проследить изменение экологии самих рыб-хозяев на фоне меняющихся условий внешней среды. Такие исследования проводились многими авторами (Малахова, 1963; С. Шульман и Рыбак, 1964; Кашковский, 1965; Румянцев, 1966). Изучение возрастных изменений паразитофауны связано с необходимостью тщательного анализа зависимости ее от тех изменений в морфологии и экологии рыбы, которые характеризуют последовательные этапы ее развития (Полянский и Р. Шульман, 1969). Общие закономерности возрастной динамики паразитофауны сформулированы В. А. Догелем (1948), а затем дополнены Ю. И. Полянским и С. С. Шульманом (1956). Последующие работы подтвердили правильность основных выводов, характеризующих закономерности возрастных изменений паразитофауны (Кулемина, 1969; Чернышева, 1969; Юнчис, 1971, и др.).

Ранее нами были установлены различия в паразитофауне разных внутривидовых форм гольцов (озерных хищников и бентофагов, ручьевых, проходных), обитающих в оз. Азабачьем и р. Камчатке, и дана краткая характеристика каждой формы (Маховенко, 1972). В настоящей работе перед нами стояла задача выяснить изменения в паразитофауне у разных форм гольцов в зависимости от характера их питания. С этой целью было предпринято изучение зараженности гольцов разных возрастных групп из оз. Азабачьего и р. Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в бассейне оз. Азабачьего (Камчатка) в период 1969—1971 и 1973 гг. При изучении возрастных изменений паразитофауны мы производили паразитологическое вскрытие рыб, начиная с сеголеток, по 15—16 экз. каждой возрастной группы. Паразитофауну личинок исследовать не удалось, поскольку неизвестны нерестилища гольцов в оз. Азабачьем. Для изучения возрастной динамики паразитофауны разных форм гольцов они были разделены на четыре размерные группы, которые соответствовали определенному возрасту. Возраст рыб определялся по чешуе (табл. 1).

Таблица 1

Количество исследованной молоди гольцов разных размерных групп

Длина см	Возраст рыб	оз. Азабачье			р. Азабачья		р. Камчатка
		хищники	бентофаги	ручьевые	хищники	бентофаги	проходные
6—10	0+—1+	1	5	15	4	2	6
11—15	1+	15	16		15	15	6
16—20	2—2+	15	16	15			2
21—30	2+—3+	16	15		15	—	15

Кроме того, проведены наблюдения по жизненным циклам, срокам развития и созревания некоторых паразитов гольцов. Исследования проводились в летне-осенний период. Ежемесячно вскрывалось по 15—17 рыб каждой изученной формы гольцов. Всего методом полного паразитологического вскрытия было обследовано 494 рыбы, в том числе: хищников и бентофагов в оз. Азабачьем по 93 экз., хищников в р. Азабачьей — 76 экз., бентофагов — 47 экз., ручьевых гольцов — 90 экз., проходных — 75 экз. и 20 экз. молоди всех форм длиной до 10 см. Последние не вошли в табл. 2, 3, 4 из-за недостатка материала, но результаты их обследования учитывались при обсуждении возрастной динамики паразитофауны.

Ручьевые гольцы были пойманы в озере, в верховьях речек, впадающих в оз. Азабачье; проходные — в Камчатском заливе, р. Камчатке, р. Азабачьей и оз. Азабачьем.

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РАЗНЫХ ФОРМ ГОЛЬЦОВ

Паразитофауна гольцов-хищников. Сеголетки и годовики длиной 6—10 см живут в речках и в озере на мелководье. У молоди хищников этой возрастной группы обнаружены простейшие *Trichodina nigra kamchatika* G. Stein, 1966, *Trichophrya piscium* Butschli, 1889; *Apiosoma* sp; *Chloromyxum coregoni* Bauer, 1948, *Myxidium salvelini* Konovalow et Schulman, 1966, *Myxobolus neurobius* (Schuberg et Schröder, 1905); цестода *Proteocephalus exiguus* (La Rue, 1911); нематода *Cucullanus truttae* (Fabricius, 1794). Заражение *P. exiguus* свидетельствует о питании молоди планктоном; в речках происходит заражение ее *C. truttae*.

На втором году жизни (длина 11—15 см) характер питания молоди значительно изменяется. Хищники начинают питаться молодью нерки, кижуча, корюшкой, колюшкой, что находит отражение в их паразитофауне (табл. 2). У них появляются цестоды *Diphyllobothrium* sp., *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790). Иногда хищники заглатывают и донных животных, о чем свидетельствует изучение содержимого желудков. Заражение такими паразитами, как *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781), *Cystidicola farionis* Fisher, 1798, *Metechinorhynchus salmonis* (Müller, 1780) может происходить как через промежуточных хозяев, так и при питании зараженной рыбой.

У озерных хищников, достигших двухлетнего возраста (длина 16—20 см), процент заражения цестодами *Diphyllobothrium* sp. возрастает до 40, *E. salvelini* — до 80 при одновременном росте интенсивности заражения. В то же время уменьшается их зараженность *P. exiguus*, *C. truttae* (табл. 2).

На третьем-четвертом году жизни (длина 21—30 см) зараженность хищников цестодами *Diphyllobothrium sp.* достигает 50, *E. salvelini* —

100%, одновременно увеличивается интенсивность заражения. Растет инвазия гольцов простейшими *T. piscium*, *M. neurobius*, трематодами, нематодой *Cystidicola farionis* (табл. 2). По типу питания гольцы двух-, трехлетнего возраста становятся типичными хищниками. Значительное увеличение их зараженности *Diphyllobothrium* sp., *E. salvelini*, *C. farionis* связано с поеданием бо́льшего количества рыбы, аккумуляцией паразитов в результате реинвазии.

Таблица 2

Возрастные изменения паразитофауны гольцов-хищников оз. Азабачьего (вскрыто по 15—16 экз.)

Паразит	оз. Азабачье						р. Азабачья			
	11—15 см		16—20 см		21—30 см		11—20 см		21—30 см	
	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.
Dermocystidium salmonis	0		0		6.7		0		0	
Myxidium salvelini	6.7		6.7		25.2		0		6.7	
Zschokkella orientalis	0		0		0		0		6.7	
Myxobolus neurobius	6.7		6.7		44.1		33.5		33.5	
Trichodina nigra kamchatika	0		0		6.7		0		0	
Trichophrya piscium	6.7		40.2		50.4		6.7		6.7	
Apiosoma sp.	6.7		0		0		0		0	
Tetraonchus alascensis	0		6.7	1	0		0		0	
Eubothrium salvelini	46.9	9	80.4	10	100	19.7	73.7	6.7	93.8	15.8
Cyathocephalus truncatus	13.4	2.5	20.1	1.2	12.5	3.5	6.7	1	0	
Diphyllobothrium sp. larva	20.1	2.3	40.2	4.2	50.4	4.5	6.7	1	33.5	6.2
Proteocephalus exiguus	46.9	1.4	6.7	8	18.8	3	33.5	1.3	6.7	1
Phyllodistomum conostomum	6.7	2	20.1	3.3	12.5	12	33.5	1.2	26.8	3.5
Crepidostomum farionis	26.8	1	26.8	6	44.1	10.4	33.5	5.5	40.2	5.2
Diplostomum sp.	0		20.1	1.3	50.4	12.8	33.5	4.5	26.8	4.7
Contracaecum sp.	33.5	1.3	13.4	47.5	0		26.8	1.5	20.1	22
Cystidicola farionis	13.4	4	67	25.9	88.2	16.5	33.5	10	26.8	9.3
Cucullanus truttae	73.7	2.6	60.3	3.5	69.3	4.8	60.3	6.1	46.9	2.3
Philonema oncorhynchi	6.7	1	0		12.5	1.5	6.7	7	20.1	5.8
Neoechinorhynchus rutili	13.4	1.5	20.1	4	6.3	8	46.9	17.8	33.5	9
Metechinorhynchus salmonis	33.5	2.3	40.2	2.9	31.5	2	20.1	1	53.6	4.3
Anodonta yukonensis глохидии	0	—	6.7	3	12.5	1	0	—	20.1	3.3
Salmincola edwardsii	6.7	1	0	—	0	—	0	—	0	—

Паразитофауна бентофагов. Молодь бентофагов длиной 6—10 см по экологии и типу питания сходна с молодью хищников тех же размеров. Паразитофауна бентофагов этой возрастной группы не отличается от паразитофауны хищников.

В возрасте 1+ при длине тела 11—15 см молодь переходит на питание бентосом — моллюсками, бокоплавами. При этом в ее паразитофауне происходят существенные изменения (табл. 3). Заражение *C. truncatus*, *Cystidicola farionis*, *M. salmonis* связано с поеданием их первых промежуточных хозяев — бокоплавов, а *Phyllodistomum conostomum* (Olsson, 1876) — моллюсков.

Молодь бентофагов значительно сильнее хищников того же размера заражена *M. neurobius*, споры которого она заглатывает со дна водоема. Степень зараженности бентофагов *C. truttae*, как и хищников той же возрастной группы, довольно высока (табл. 3).

Паразитофауна двухгодовиков (длина 16—20 см) характеризуется увеличением зараженности трематодами, нематодой *Cystidicola farionis*, глохидиями беззубки (табл. 3).

На третьем-четвертом году жизни (длина 21—30 см) у бентофагов наблюдается рост зараженности некоторыми простейшими, усиливается инвазия трематодами, скребнями. Одновременно снижается зараженность гольцов *C. truttae* (табл. 3).

Таблица 3

Возрастные изменения паразитофауны бентофагов оз. Азабачьего (вскрыто по 15—16 экз.)

Паразит	оз. Азабачье						р. Азабачья			
	11—15 см		16—20 см		21—30 см		11—20 см		больше 40 см	
	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.
Dermocystidium salmonis	0		6.3		20.1		0		0	
Myxidium salvelini	0		6.3		6.7		6.7		6.7	
Zschokkella orientalis . . .	0		6.3		0		0		0	
Chloromyxum coregoni . .	6.3		0		6.7		0		0	
Myxobolus neurobius . . .	37.8		31.5		67		26.8		53.6	
Myxobolus krokhini	0		0		6.7		0		0	
Trichophrya piscium . . .	0		25.2		53.6		6.7		0	
Tetraonchus alascensis . . .	0		6.3	1	6.7	1	0		0	
Cyathocephalus truncatus	69.3	8	18.8	19	40.2	15.7	13.4	6.5	53.6	6.2
Proteocephalus exiguus . .	12.5	4	13.4	2	13.4	5	20.1	2.3	0	
Phyllodistomum conostomum	12.5	10.5	18.8	29.7	46.9	14.6	40.2	51.7	80.4	50
Crepidostomum farionis . .	18.8	1.3	44.1	8.8	46.9	28.3	26.8	8.5	20.1	8.7
Diplostomum sp.	6.3	3	18.8	9.3	40.2	10	46.9	4.6	46.9	5
Contracaecum sp.	6.3	1	6.3	16	33.5	7	6.7	3	6.7	3
Cystidicola farionis	25.2	30.3	37.8	18.5	67	46.9	13.4	1	26.8	40.3
Cucullanus truttae	88.2	3.9	69.3	4.9	53.6	4	67	4.7	0	
Philonema oncorhynchi . .	0		0		6.7	1	0		0	
Neoechinorhynchus rutili	12.5	4	0		13.4	1.5	6.7	25	0	
Metechinorhynchus salmonis	50.4	5.9	31.5	16	53.6	109	20.1	52.7	67	90.5
Anodonta yukonensis глохидии	6.3	1	12.5	2.5	26.8	6.5	0		20.1	41.7
Salmincola edwardsii . . .	0		0		13.4	2	0		13.4	1.5

Паразитофауна ручьевых гольцов. Экология и тип питания ручьевых гольцов мало меняются в течение жизни. Их паразитофауна не претерпевает таких значительных изменений, какие наблюдаются у других форм гольцов.

У молоди длиной 6—10 см обнаружены простейшие, цестода *P. exiguus*, нематода *C. truttae*. При длине тела 11—15 см у них наблюдается рост зараженности этими паразитами, единично обнаружены *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933; *Cystidicola farionis*.

Ручьевые гольцы, длиной 16—20 см, достигают половой зрелости. Таким образом, мы имеем дело уже со взрослыми рыбами. У них происходит увеличение зараженности разнообразными паразитами и прежде всего *C. truttae*. Это связано с миграциями гольцов в озеро, где и происходит заражение. Пища гольцов становится более разнообразной, что отражается на видовом составе паразитов. В целом, паразитофауна ручьевых гольцов сильно обеднена по сравнению с другими формами (Маховенко, 1972). Особенно это заметно при изучении ручьевых гольцов, обитающих в верховьях речек и ручьях. Так, в р. Лотной у них обнаружены только *C. truttae*, в р. Пономарке — кроме этого паразита, *P. exiguus*, *M. neurobius*.

Паразитофауна проходных гольцов. Проходные гольцы проводят в пресной воде два-четыре года. Затем они мигрируют в море. Молодь проходных гольцов, длиной 6—10 см, заражена простейшими, *C. truttae*, *P. exiguus*, единично *Crepidostomum farionis* (Müller, 1874).

На втором году жизни (длина 11—15 см) питание проходных гольцов становится более разнообразным — насекомые и личинки, бентос, изредка рыба. В связи с этим у них появляются разнообразные паразиты, характерные как для бентофагов, так и для хищников, но в незначительном количестве. Паразитофауна двухгодовиков (длина 16—20 см) существенно не меняется.

Паразитофауну проходных гольцов, длиной 21—30 см, мы изучали уже после возвращения рыб из моря. Она резко отличается от паразитофауны гольцов младшего возраста появлением морских паразитов (табл. 4).

Мы различаем две группы проходных гольцов, возвращающихся из моря в пресные воды — мелкие (20—30 см) и крупные (30—70 см). Последние идут на нерест. Причины миграции мелких проходных гольцов нам пока не ясны. Аналогичное явление наблюдал В. В. Волобуев на Охотском побережье (1973).

Таблица 4

Паразитофауна проходных гольцов (вскрыто по 15 экз.)

Паразит	оз. Азабачье				р. Камчатка				Камчатский залив	
	21—30 см		30—70 см		21—40 см		40—60 см		30—80 см	
	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.
Dermocystidium salmonis	6.7		13.4		13.4		13.4		0	
Myxidium salvelini	6.7		13.4		6.7		0		0	
Zschokkella orientalis	13.4		6.7		6.7		20.1		0	
Myxobolus neurobius	33.5		80.4		80.4		46.9		40.2	
Eubothrium salvelini	6.7	1	33.5	26.8	60.3	10.4	33.5	1.6	13.4	3
Diphyllobothrium sp. larvae	0		33.5	13.4	20.1	2	0		0	
Proteocephalus exiguus	6.7	1	20.1	2	0		0		0	
Pelichnibothrium speciosum	40.2	1.5	13.4	1	73.7	7.1	80.4	39	67	19.6
Phyllodistomum conostomum	0		46.9	22.3	40.2	26.5	0		0	
Crepidostomum farionis	46.9	23.1	67	26.7	40.2	14.4	0		0	
Diplostomum sp.	6.7	3	13.4	1.5	53.6	5.3	6.7	1	0	
Lecithaster gibbosus	6.7	2	0		20.1	4	73.7	124	46.9	1.4
Contracaecum sp.	6.7	1	13.4	1.5	13.4	1.5	26.8	2	0	
Cystidicola farionis	13.4	154.5	87.1	32.6	33.5	35.2	0		0	
Cucullanus truttae	67	3.1	46.9	15.3	33.5	5	20.1	1.3	53.6	3.5
Philonema oncorhynchi	0		26.8	2	13.4	1.5	6.7	1	0	
Anisakis sp. larvae	13.4	1	80.4	1.7	20.1	1	26.8	1.3	6.7	1
Neoechinorhynchus rutili	0		6.7	4	13.4	1.5	0		0	
Echinorhynchus gadi	67	2.4	13.4	4.5	60.3	10.7	46.9	39.7	80.4	6.9
Metechinorhynchus salmonis	0		53.6	19.5	6.7	1	0		0	
Bolbosoma caenoforme	46.9	1.6	0		60.3	2.8	53.6	8	40.2	2
Anodonta yukonensis глохидии	0		13.4	18	6.7	1			0	
Salmincola edwardsii	0		13.4	2.5	0		6.7	4	6.7	1

Мы сравнили паразитофауну названных двух групп проходных гольцов (табл. 4). Видовой состав паразитов обеих групп гольцов оказался сходным, различия наблюдались лишь в экстенсивности и интенсивности заражения. Для обеих групп мигрирующих гольцов характерны элементы морской паразитофауны. По мере продвижения гольцов вверх по р. Камчатке они теряют морских и приобретают пресноводных паразитов (табл. 5). Только что зашедшие из моря гольцы сильно инвазированы морскими паразитами *Pelichnibothrium speciosum* (Monticelli, 1889), *Lecithaster gibbosus* Rudolphi, 1802); *Echinorhynchus gadi* (Müller, 1776). Из пресноводных паразитов у них сохраняются полостные (*M. salvelini*), тканевые (*M. neurobius*) и эвригалинные (*C. truttae*). Наряду с этим гольцы заражены *E. salvelini* и *Salmincola edwardsii* (Olsson, 1869).

У проходных гольцов, достигших оз. Азабачьего, обнаружены следующие морские паразиты: *P. speciosum*, *L. gibbosus*, *Anisakis* sp., *E. gadi*, *Bolbosoma caenoforme* Heitz, 1920. Личинки *Anisakis* sp. и скребни наиболее долго сохраняются у рыб в пресной воде, первые паразитируют в полости тела, вторые глубоко внедряются в стенку кишечника хоботком с крючьями, вызывая сильные изъязвления.

Таблица 5

Динамика паразитофауны гольцов оз. Азабачьего (вскрыто по 15—17 экз.)

Паразит	Хищники оз. Азабачье						Хищники р. Азабачья						Бентофаги оз. Азабачье						Бентофаги р. Азабачья	
	июль		август		сентябрь		июнь		июль		август—сентябрь		июль		август		сентябрь			
	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.
Myxidium salvelini	0		13.4		13.4		43.8		20.1		13.4		0		0		13.4		0	
Zschokkella orientalis	0		6.7		0		0		13.4		13.4		0		0		6.7		0	
Myxobolus neurobius	100		60.3		87.1		94.5		46.9		67		46.9		80.4		80.4		23.6	
Henneguya zschokkei	0		6.7		13.4		0		6.7		6.7		0		6.7		0		11.8	
Trichophrya piscium	0		6.7		13.4		0		13.4		0		6.7		0		0		5.9	
Tetraonchus alascensis	0		20.1	1	6.7	1	0		6.7	1	6.7	2	0		0		0		0	
Gyrodactylus birmani	0		6.7	1	0		0		0		0		0		6.7	6	0		0	
Eubothrium salvelini	100	75.2	80.4	30	100	139	100	73	87.1	35.6	100	46.6	0		0		0		0	
Cyathocephalus truncatus	0		0		0		0		6.7	8	0		60.3	2.6	20.1	6.3	40.2	6.8	41.3	3
Diphyllobothrium sp. larva	100	22	60.3	23.7	100	20	100	20	87.1	13.9	73.7	8	0		0		0		0	
Proteocephalus exiguus	0		13.4	1	0		0		0		13.4	1	6.7	2	6.7	1	20.1	1	0	
Crepidostomum farionis	64.8	68	40.2	66.5	60.3	18	94.5	17	53.6	14.4	73.7	21	13.4	1.5	80.4	23.3	67	119	5.9	17
Phyllodistomum conostomum	5.9	5	20.1	9	40.2	17	56.7	12	46.9	34.3	67	5.9	20.1	242	53.6	52.5	80.4	255	76.7	43.9
Diplostomum sp.	—		26.8	6.3	67	3.2	37.8	3.7	13.4	1	53.6	4.3	13.4	17	33.5	1.8	93.8	38.5	17.7	19.3
Contracaecum sp.	5.9	1	20.1	9	6.7	2	0		6.7	40	20.1	1	20.1	1	6.7	4	6.7	1	5.9	1
Cystidicola farionis	94.1	100	73.7	59.1	93.8	74	100	87	80.4	93	73.7	35	20.1	31	67	109.5	67	50	11.8	80
Cucullanus truttae	15.7	•3	40.2	5.3	26.8	3	25.2	1.8	40.2	4	60.3	4.2	67	4.4	46.9	6.4	33.5	5.2	0	
Philonema oncorhynchi	0		33.5	4	0		44.1	2.5	40.2	4.2	40.2	4.2	0		0		0		0	
Neoechinorhynchus rutili	5.9	1	6.7	4	13.4	1	44.1	10	26.8	29	40.2	6.5	0		13.4	1.5	0		0	
Metechinorhynchus salmonis	70.6	12.4	33.5	49	87.1	20.4	94.5	8.6	73.7	15.3	80.4	16	40.2	102.3	33.5	54	46.9	116.7	70.8	22
Acanthobdella livanowi	0		0		6.7	1	0		0		0		0		0		0		0	
Anodonta yukonensis глохидии	0		20.1	2	6.7	1	0		6.7	3	26.8	1.8	13.4	9.5	13.4	2	6.7	1	5.9	100
Salmincola edwardsii	0		6.7	6	13.4	1	18.8	1.7	13.4	8	6.7	6	0		0		26.8	3.8	5.9	2

БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЦОВ

В этом разделе приводятся данные по жизненным циклам, срокам развития и созревания некоторых паразитов гольцов.

Миксоспоридии *M. salvelini*, *Zschokkella orientalis* Konovalow et Schulman, 1966 обнаружены у всех форм гольцов в незначительном количестве (табл. 5, 6); но при этом оказалось, что в июне—июле обнаружены преимущественно плазмодии, споры встречались единично. В августе чаще встречались споры или плазмодии с формирующимися в них спорами. В сентябре—октябре споры найдены в массе. Таким образом, здесь мы наблюдаем приуроченность спорообразования паразитов ко времени наибольшей скученности рыб в период нереста, что обеспечивает заражение гольцов. В то же время на северо-западе европейской части СССР спорообразование *Z. nova* Klocacewa, 1914 — паразита того же рода происходит весной в период нереста рыб—хозяев паразита (Малахова, 1963; Румянцев, 1966; С. Шульман, 1966; Р. Шульман и Гроздилова, 1969).

Заражение гольцов *M. neurobius*, вероятно, происходит непрерывно в течение года, что обеспечивает высокую зараженность рыб во все месяцы исследования (табл. 5, 6).

Таблица 6

Паразит	Июнь		Июль		Август		Сентябрь—октябрь	
	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.	%	интенсивн.
Myxidium salvelini	0		0		0		26.8	
Zschokkella orientalis	6.7		0		0		0	
Leptotheca krogiusi	6.7		0		0		0	
Chloromyxum coregoni	6.7		0		0		6.7	
Myxobolus neurobius	26.8		0		46.9		46.9	
Myxobolus krokhini	0		0		0		0	
Henneguya zschokkei	6.7		0		0		0	
Trichodina nigra kamchatika	0		0		0		20.1	
Trichophrya piscium	53.6		13.4		6.7		13.4	
Cyathocephalus truncatus	0		0		6.7	2	0	
Proteocephalus exiguus	20.1	4	6.7	1	20.1	1	40.2	2.7
Crepidostomum farionis	6.7	1	0		13.4	35	13.4	2
Diplostomum sp.	6.7	1	0		6.7	1	40.2	7.2
Contracaecum sp.	0		0		6.7	1	0	
Cystidicola farionis	26.8	10.8	26.8	10	80.4	24.5	13.4	11
Cucullanus truttae	80.4	3.5	80.4	3.5	87.1	4.2	67	17.3
Philonema oncorhynchi	0		0		0		13.4	2.5
Metechinorhynchus salmonis	0		0		6.7	7	0	
Acanthobdella livanowi	0		0		0		6.7	1
Anodonta yukonensis глохидии	0		0		0		0	
Salmincola edwardsii	6.7	1	0		0		6.7	1

Gyrodactylus birmani Konovalow, 1967 обнаружен у озерных гольцов лишь в августе (табл. 5).

Зараженность хищников цестодами *Diphyllobothrium sp.*, *E. salvelini* оставалась высокой во все месяцы исследования. Жизненный цикл *Diphyllobothrium* sp. может продолжаться больше года за счет длительного пребывания в рыбе инцистированных плероцеркоидов. *E. salvelini* в течение всего периода исследования был представлен разновозрастными особями. Высокий процент заражения хищников поддерживался благодаря новым заражениям гольцов при питании молодью нерки, корюшкой, колюшкой.

Трематоды *Crepidostomum farionis*, *Phylodistomum conostomum* заражают гольцов во все месяцы исследования, в июле—августе наблюдается спад зараженности (табл. 5). Паразиты имеют, очевидно, одногодичный цикл развития, аналогично описанным Р. П. Малаховой (1963). В июле—августе происходит заражение рыб. В это время у гольцов встречаются мелкие неполовозрелые паразиты. Наиболее сильное заражение наблюдается в конце лета—осенью. В сентябре у гольцов обнаружены как зрелые, так и неполовозрелые паразиты. В течение зимы черви созревают и в следующее лето продуцируют яйца и покидают рыбу, чем объясняется спад их численности.

Метацеркарии *Diplostomum* sp. длительное время могут паразитировать в рыбе. Обращает на себя внимание значительное увеличение зараженности гольцов в августе—сентябре, что связано с новым заражением.

Нематоды *Cystidicola farionis* в течение периода исследования представлены как половозрелыми, так и неполовозрелыми паразитами. Высокий процент заражения поддерживается, вероятно, благодаря новым заражениям при одновременном созревании паразитов предыдущего заражения.

C. truttae также представлен разновозрастным материалом. Новое заражение гольцов происходит летом, в основном в июле—августе. В сентябре обнаружены преимущественно зрелые паразиты с яйцами или с хорошо развитой половой системой, но еще без яиц. В течение зимы паразиты окончательно созревают и весной продуцируют яйца. Личинки вылупляются поздней весной и в начале лета. Инвазионными они становятся осенью, зимой или следующей весной. Таким образом, паразит имеет одногодичный цикл развития (Gibson, 1972).

Philonema oncorhynchi обнаружена в значительном количестве только у гольцов-хищников в р. Азабачьей, процент заражения оставался высоким во все месяцы исследования (табл. 5). Молодые паразиты нового заражения зарегистрированы у гольцов в августе—сентябре. Выделение самкой личинок приурочено к моменту нереста рыб (Pennel et al., 1973).

Нематоды *Contracaecum* sp. встречались в незначительном количестве у всех форм гольцов (табл. 5, 6). В течение всего периода исследования наряду со зрелыми паразитами обнаружены личинки.

Скребни *M. salmonis* заражают хищников, бентофагов, проходных гольцов. Паразит имеет одногодичный цикл развития. Весной и летом встречаются в основном половозрелые паразиты. В летние месяцы происходит новое заражение рыб и отхождение половозрелых паразитов. В течение осени и зимы все молодые паразиты увеличиваются в размере и созревают. Следующей весной и летом они продуцируют яйца.

Скребень *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) заражает более или менее значительно только хищников в р. Азабачьей (табл. 5). У других гольцов паразит обнаружен единично. Зараженность хищников *N. rutili* падает летом, что связано с отхождением половозрелых паразитов. Новое заражение происходит в конце лета—осенью. Пиявка Acanthobdella livanowi (Epstein, 1966) обнаружена у озерного хищника только в сентябре. Летом паразит не встречался. Глохидии беззубки обнаружены у гольцов преимущественно в июле—августе, наиболее сильно они заражены в июле. Осенью (в сентябре) глохидии встречались единично.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение паразитофауны различных форм гольцов в возрастном аспекте показывает, что на ранних этапах развития молоди между ними нет существенных различий. Сеголетки и годовики длиной 6—10 см всех форм гольцов имеют сходную экологию, питание, в связи с чем у них формируется и сходная паразитофауна. У молоди этой возрастной группы обнаружены различные простейшие (*Ch. coregoni*, *M. salvelini*, *M. neurobius*). В речках происходит заражение гольцов *C. truttae*, при питании планктоном они заражаются *P. exiguus*.

На втором году жизни (длина 11—15 см) характер питания молоди существенно изменяется: хищники переходят на питание молодью нерки, корюшкой, колюшкой, бентофаги — моллюсками, бокоплавами (Кохменко, 1970). Ручьевые гольцы продолжают питаться личинками и взрослыми насекомыми, проходные используют в пищу как беспозвоночных, так и изредка рыбу. В связи со сменой питания изменяется и паразитофауна разных форм гольцов. Хищники заражаются цестодами *Diphyllobothrium sp.*, *E. salvelini*, бентофаги — *Ph. conostomum*, *C. truncatus*, *M. salmonis*. Разный характер питания гольцов-хищников и бентофагов сказывается и в различной степени зараженности общими для них паразитами. Иллюстрацией к сказанному может служить *C. truncatus*, промежуточными хозяевами которого являются бокоплавы (табл. 2, 3). Бентофаги значительно сильнее заражаются этим паразитом, так как питаются бокоплавами. Зараженность хищников невысока, они аккумулируют паразитов, поедая колюшку. У ручьевых гольцов видовой состав паразитов сохраняется, растет лишь их зараженность *P. exiguus*, *C. truttae*. Проходные гольцы в связи с их разнообразным питанием заражаются паразитами, характерными как для бентофагов, так и для хищников. Общими паразитами для молоди всех форм гольцов этой возрастной группы являются некоторые виды простейших, нематода *C. truttae* (табл. 2, 3).

У двух- и трехгодовиков разных форм гольцов (длина 16—30 см) различия в характере питания сохраняются, растет количество потребляемой пищи, размеры и возраст жертв (Кохменко, 1972). Соответственно усиливаются различия в степени зараженности гольцов характерными для них паразитами. Увеличивается зараженность гольцов-хищников цестодами *Diphyllobothrium* sp., *E. salvelini*, бентофагов — трематодами, скребнями, глохидиями, ручьевых гольцов — нематодой *C. truttae*.

Мы можем выделить паразитов, заражение которыми усиливается с возрастом рыб. Сюда относятся: *M. neurobius*, *Diphyllobothrium* sp., *E. salvelini*, *Ph. conostomum*, *Diplostomum* sp., *Cystidicols farionis*. С другой стороны, заражение гольцов *C. truttae* с возрастом снижается. Только ручьевые гольцы составляют исключение в этом отношении. С увеличением возраста у них наблюдается рост зараженности *C. truttae*.

Изучение биологии некоторых паразитов гольцов показывает, что половое созревание и заражение новой генерацией паразитов со сложным циклом развития наблюдается в июле—августе. Таким образом, наблюдается сдвиг в развитии на более поздние сроки по сравнению с европейской частью СССР.

Жизненные циклы некоторых миксоспоридий приспособлены к особенностям биологии рыб-хозяев. Так, у *M. salvelini* и *Z. orientalis* спорообразование и новое заражение происходит осенью в сентябре—октябре в период нереста гольцов. В то же время у *Z. nova* на северо-западе европейской части СССР спорообразование наблюдается весной во время нереста рыб-хозяев.

Для паразитофауны всех исследованных форм гольцов в целом можно отметить следующие особенности. Слабое заражение простейшими, за исключением *T. piscium* и *M. neurobius*, невысокая степень зараженности и бедный видовой состав моногеней (2 вида). Высокая степень и интенсивность заражения гольцов цестодами, трематодами, скребнями связаны с богато представленной фауной беспозвоночных — циклопов, моллюсков, бокоплавов, которые служат промежуточными хозяевами гельминтов.

Литература

Волобуев В. В. 1973. К биологии проходного гольца рода Salvelinus некоторых рек северной части побережья Охотского моря. Изв. ТИНРО, 86 :1 19—130.

Догель В. А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. Вести. ЛГУ, 3 : 31—39.

Догель В. А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. В сб.: Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ, Л. : 9—54.

Кашковский В. В. 1965. Паразитофауна рыб Ириклинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Л.

Кашковский В. В. 1966. Паразитофауна молоди леща Abramis brama (L.) и окуня Perca fluviatilis L. Ириклинского водохранилища в первые месяцы после выклева. Вопр. ихтиол., 6 (1) : 150—160.

Кохменко Л. В. 1970. Особенности питания гольцов Salvelinus alpinus L. в озере Азабачьем. Изв. ТИНРО, 78 : 117—128.
Кохменко Л. В. 1972. Изменения размеров пищевых компонентов в зависимости от размера гольца Salvelinus alpinus L. Изв. ТИНРО, 82 : 191—198.
Кулемина И. В. 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер. В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Изд. ЛГУ, Л. : 87—136.
Любарская О. Д. 1968. Динамика паразитофауны молоди рыб. В сб.: Вопросы паразитологии, Казань: 49—99.
Малахова Р. П. 1963. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Кончезеро. Дисс. Петрозаводск.
Маховенко Т. Е. 1972. Об особенностях паразитофауны различных форм гольца Salvelinus alpinus (L.) Камчатки. Паразитол., 6 (4) : 369—375.
Полянский Ю. И. и С. С. Шульман 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР; 4, сер. паразитол., Петрозаводск: 3—26.
Полянский Ю. И. и Р. Е. Шульман 1969. Об очередных задачах экологической паразитологии. В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Изд. ЛГУ, Л. : 3—9.
Румянцев Е. А. 1966. Экологическое исследование паразитофауны ряпушки и плотвы озер системы Куйто (Кар. АССР). Дисс., Л.
Чернышева Н. Б. 1969. Особенности паразитофауны молоди щуки, окуня и налима на озере Врево. Пробл. паразитол. (Тр. VI научн. конф. паразитол. УССР), ч. II, Киев: 279—282.
Шульман С. С. 1966. Миксоспоридии фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—446.
Шульман С. С. и В. Ф. Рыбак. 1964. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии. В сб.: К природноочаговым паразитарным и трансмиссивным заболеваниям в Карелии. Изд. Кар. фил. АН СССР: 3—20.
Шульман Р. Е. и Т. А. Гроздилова. 1969. Изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер в следующие друг за другом годы. В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Изд. ЛГУ, Л. : 167—199.
Юнчис О. А. 1971. Изменения паразитофауны плотвы, язя и уклеи в первый год жизни (на примере озера Врево). Автореф. канд. дисс., Л.
Gibson D. I. 1972. Contributions to the life histories and development of Cucullanus minutus Rudolphi, 1819 and C. heterochreus Rudolphi, 1802 (Nematoda: Ascaridida). Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Zool., 22 (5) : 151—170.
Pennell D. A., Becker C. D. a. Scofield. N. R. 1973. Helminths of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) from the Kvichak river system, Bristol Bay, Alaska. Fishery Bulletin, 71 (1) : 267—277.

DYNAMICS OF THE PARASITE FAUNA OF DIFFERENT FORMS OF SALVELINUS ALPINUS L. FROM THE BASIN OF THE LAKE AZABACHJE

T. E. Butorina

SUMMARY

The paper deals with age changes in the parasite fauna of different intraspecific forms of chars. It is shown that this year brood and yearlings of predatory, benthofagous, stream and anadromous chars up to 10 cm in length have a similar parasite fauna. During the second year of life the chars come to different feeding; correspondingly changes their parasite fauna which differs considerably in the above forms of chars. Two groups of parasites are distinguished the infection with which increases and decreases with the age of fishes. Observations were carried out on the life cycles, developmental and maturation periods of some parasites of chars. Biological peculiarities of some mixosporidia are studied. A shift in the developmental periods of helminths is noted as compared to those from the European part of the USSR.